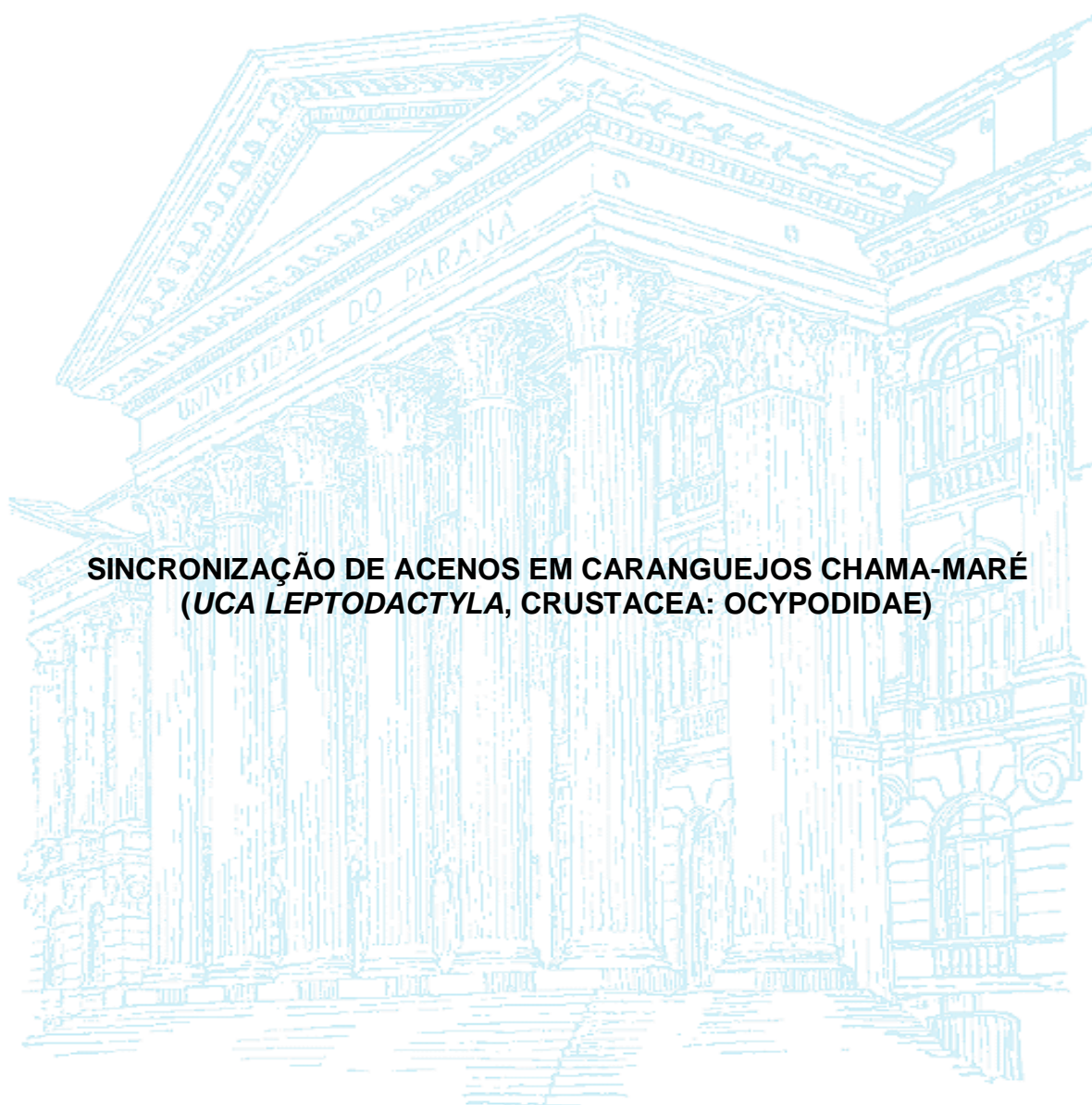


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
ANA CLAUDIA RORATO VITOR



SINCRONIZAÇÃO DE ACENOS EM CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ
(*UCA LEPTODACTYLA*, CRUSTACEA: OCYPODIDAE)

CURITIBA
2013

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
ANA CLAUDIA RORATO VITOR

SINCRONIZAÇÃO DE ACENOS EM CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ
(*UCA LEPTODACTYLA*, CRUSTACEA: OCYPODIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação. Orientador: Profº. Dr. Marcio Roberto Pie. Co-orientadora: Dra. Sabrina B. L. Araújo.

CURITIBA
2013



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Ana Claudia Rorato Victor** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 27 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Marcio Roberto Pie
Orientador e Presidente

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Membro

Prof. Dr. Emygdio L. de Araujo Monteiro Filho
Membro

Visto:

Prof.ª Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

À minha avó Maria Eliza Rorato.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	5
PREFÁCIO.....	7
REFERÊNCIAS.....	10
SINCRONIZAÇÃO DE ACENOS EM CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ (<i>UCA LEPTODCATYLA</i> , CRUSTACEA: OCYPODIDAE).....	13
RESUMO.....	14
INTRODUÇÃO.....	16
MÉTODOS.....	19
ÀREA DE ESTUDO E ESPÉCIE ESTUDADA.....	19
EXPERIMENTO EM CAMPO.....	20
COMPILAÇÃO DE DADOS DOS VÍDEOS.....	22
ANÁLISES.....	23
RESULTADOS.....	26
DISCUSSÃO.....	34
REFERÊNCIAS.....	37

AGRADECIMENTOS

Agradeço de coração o meu querido orientador Marcio Roberto Pie por me acolher como aluna há mais de cinco anos. Durante esse tempo a sua atenção, ajuda, amizade e estímulo foram fundamentais para o meu crescimento como cientista. Obrigada por confiar em mim e pela sua dedicação. Você será sempre o meu mestre!

À minha querida co-orientadora Sabrina B. L. Araújo que surgiu como um presente durante o meu mestrado. Sua ajuda foi imprescindível para que eu conseguisse concretizar esse projeto. Obrigada pela atenção, pela disposição em todas as horas que precisei e o carinho com que sempre me tratou! Obrigada!

À minha amiga e companheira de *Uca*, Daniela M. Perez, com quem eu dividi o aprendizado dos caranguejos ao longo desses anos. Sua companhia, sua ajuda e amizade foram mais que fundamentais para que eu conseguisse desenvolver esse trabalho. Nunca me esquecerei de como construímos o conhecimento que temos hoje, viagem após viagem. Mesmo nos momentos de maior perrengue no manguê depois de horas de muito calor e mosquitos sempre me diverti muito com você. E depois de inúmeras viagens ao campo e a congressos tenho certeza de que graças aos caranguejos eu ganhei uma grande amiga! Ziriguidum amiga, e sucesso na Austrália!

À minha amada amiga Clarissa R. Teixeira que caminha comigo desde os tempos da graduação. Com a sua amizade e seus conselhos a vida se torna bem mais fácil e mais feliz. Orgulho de nós duas. Obrigada por tudo! Te amo *mãezinha*!

À minha amiga de toda a vida Laura Jackson pela ajuda e incentivo ao longo desses anos, e pela companhia nas minhas primeiras viagens ao campo. Nunca me esquecerei daqueles dias! Te amo.

À minha fiel companheira de juventude Ruanita Silva, que sempre me incentivou e me apoiou. Nunca me esquecerei da sua ajuda e dedicação em campo, por mais difícil que fosse suportar o calor. Ajudar por ajudar, por amizade! Você me ajuda a ser uma pessoa melhor todos os dias. Obrigada! Te amo.

À minha querida amiga Stela A. Soares que sempre me mostrou que a vontade e a determinação são as coisas mais importantes pra se chegar onde quer. Obrigada pela sua amizade, seus conselhos e ajuda sempre que precisei. Você foi um dos presentes que a Biologia me deu! Te amo!

À minha mais antiga amiga dessa vida, Cíntia Medeiros, com quem venho aprendendo a ser gente grande há um bom tempo. Obrigada pelo carinho e pela amizade, saber que tenho uma pessoa como você sempre ao meu lado me fortalece e me conforta! Te amo Cí!

Ao meu querido amigo Vinícius Marcílio, meu companheiro de jornada dessa vida e das próximas também. Obrigada pela sua amizade. Ter uma pessoa como você ao lado torna a vida muito mais feliz! Me orgulho de nós! Te amo!

Aos meus amigos de laboratório, a companhia de vocês e as conversas durante o expediente tornavam meus dias muito mais felizes. É com o coração partido que estou deixando o PieLab!

Ao meu querido Marcel V. Caritá pela grande ajuda nas análises, incentivos e discussões. Obrigada por se importar!

À minha nova amiga Laura que me hospedou em sua casa por quase dois meses e me tratou como uma filha. Sem dúvida foi uma das pessoas mais especiais que conheci em função do meu trabalho.

À CAPES pela bolsa concedida.

E por fim, à minha família...

Aos meus pais amados que sempre me apoiaram e incentivaram. Pelo carinho infinito, atenção e cuidados. Quaisquer palavras seriam tolas perto da minha gratidão. Amo vocês!

Aos meus irmãos queridos, Priscila e Felipe, com quem divido um passado, um presente e um futuro em comum. Amo vocês!

Aos meus sobrinhos, Camila e Gabriel, que enchem minha vida de alegria e me ensinam a cada dia o que é o amor na sua forma mais pura! Amo vocês!

E, à minha avó Maria Eliza Rorato, a quem dedico esse trabalho. Você é responsável por muito do que me tornei hoje. Seu amor infinito e a sua bondade me ensinaram o que é de fato importante nessa vida. Te amo!

PREFÁCIO

A seleção sexual é considerada a força responsável pela evolução de algumas das estruturas e comportamentos mais marcantes da natureza, como os ornamentos extravagantes e os rituais de corte elaborados por machos de muitas espécies (Darwin 1871). O conceito de seleção sexual foi primeiramente proposto por Darwin em 1871 em seu livro *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Nesse livro são discutidas questões como a existência do dimorfismo sexual, padrões diferenciais de cuidado parental e a existência de caracteres extravagantes nos machos de certos grupos de animais (Darwin 1871; Emlen & Oring 1977; Andersson 1994). A evolução dessas características extravagantes nos machos é tida como resultado da combinação de duas forças de seleção distintas, a seleção intra-sexual e a seleção inter-sexual. A seleção intra-sexual se dá através da competição entre os machos, podendo resultar em armamentos. A seleção inter-sexual, por sua vez, se dá pela escolha da fêmea, podendo influenciar a evolução de ornamentos (Darwin 1871; Berglund 1996; Emlen 2008). Segundo Darwin, as pressões seletivas responsáveis pela evolução desses traços extravagantes estariam relacionadas à competição pelo acesso a parceiros reprodutivos. Nesse contexto, se a mudança em um traço resulta no aumento da habilidade de um indivíduo em atrair um parceiro (a) e se reproduzir, isso será favorecido pela seleção sexual (Andersson 1994; Stearns & Hoekstra 2000).

Machos com alto investimento em características atrativas para as fêmeas podem ser favorecidos pela seleção inter-sexual (Andersson 1994; Emlen 2008). Essas características podem ser representadas nos machos como o maior tamanho corporal, maior força, armas de ataque e defesa contra rivais, cores berrantes, ornamentos extravagantes, sinais de chamada e exibições de corte elaboradas (Andersson 1994; Allen & Levinton 2007). Algumas dessas estruturas funcionam como armas em combates contra rivais na competição pelas fêmeas, como é o caso dos chifres em veados e as mandíbulas avantajadas em algumas espécies de besouros (Kneill et al. 2004; Emlen 2008). Outras estruturas são conspícuas em tamanho e/ou coloração e são usadas como ornamentos para atração das fêmeas, como por exemplo, a cauda do pavão (Andersson 1994; Emlen 2008). O tamanho das armas e/ou ornamentos é explicado em termos de troca entre o benefício gerado

com o aumento do sucesso reprodutivo, e os custos para seus portadores, em termos energéticos (Knell et al. 2004) e no aumento do risco de predação (Tuttle & Ryan 1981; Lloyd & Wing 1983). No entanto, alguns traços podem funcionar tanto como armamento em encontros agonísticos entre os machos, quanto como um ornamento para a atração das fêmeas (Berglund 1996), como é o caso do quelípode avantajado nos machos dos caranguejos chama-maré (gênero *Uca*, família Ocypodidae).

Os chama-maré constituem um grupo de pequenos caranguejos braquiúros que compõem o gênero *Uca* (Crustacea: Decapoda) da família Ocypodidae (Crane 1975; Bezerra 2012), e fornecem um dos exemplos mais extremos de dimorfismo sexual no reino animal (Allen & Levinton 2007). Os machos de *Uca* apresentam um quelípode desproporcionalmente maior, o qual é usado em diferentes contextos: em combates entre os machos, na sinalização de advertência na defesa do território e em exibições visuais de corte às fêmeas (Crane 1975; Pope 2000; Rosenberg 2001). As exibições visuais de corte e de defesa do território são chamadas de acenos e são caracterizadas pelo movimento do maior quelípode, sendo o comportamento social mais característico do grupo (Zeil & Hemmi 2006) e um óbvio sinal visual (How et al. 2007). O movimento de aceno pode ser dividido basicamente em três momentos distintos: movimento ascendente, ápice do aceno e movimento descendente. No entanto, entre as espécies de *Uca* existe uma ampla variação na forma como esses acenos são realizados (Crane 1975), principalmente em relação à velocidade e a trajetória do movimento (Perez & Pie 2012).

O gênero *Uca* apresenta distribuição cosmopolita e atualmente 97 espécies já foram descritas. Os caranguejos *Uca* são típicos da zona entre marés de estuários de clima tropical, subtropical e temperado quente, formando grandes agregações. Habitam tocas de diferentes profundidades durante a maré alta e saem delas nos períodos de maré baixa para realizar atividades de alimentação e reprodução (Crane 1975; Pope 2000; Masunari 2006). As populações em geral são densamente agregadas, onde cada caranguejo vive em uma toca escavada no substrato, a qual serve como um centro para a maioria de suas atividades de reprodução e forrageamento (Zeil & Hemmi 2006). Os machos de chama-maré são territoriais e defendem o seu espaço entorno da toca exibindo acenos de advertência. Embates

físicos entre os machos na disputa pelo território são comuns, mas em alguns casos os machos residentes podem contar com a ajuda de seus vizinhos para expulsar os machos intrusos num comportamento conhecido como *coalisão* (Backwell & Jennions 2004), evidenciando assim uma interação social e comunicação visual entre esses organismos.

A reprodução nos caranguejos chama-maré ocorre basicamente através de duas estratégias principais de cópula (Crane 1975; Christy & Salmon 1984, 1991). Na primeira estratégia, a cópula ocorre na superfície da toca da fêmea e os machos são escolhidos ao passarem por ali cortejando. Já na segunda estratégia, o macho permanece ao redor de sua toca e corteja a fêmea que está de passagem (Christy 1982). A cópula é realizada dentro da toca do macho escolhido e a qualidade da toca é considerada um dos critérios de escolha das fêmeas (Backwell & Passmore 1996). A espécie estudada nesse trabalho, *Uca leptodactyla*, realiza a segunda estratégia de cópula (Crane 1975).

Durante a atividade reprodutiva os machos de chama-maré realizam acenos rítmicos com seus quelípodes avantajados em um comportamento de corte as fêmeas (Christy 1978; Zucker 1978). Para três espécies de *Uca* a sincronização do comportamento de aceno entre os machos já foi verificada (Gordon 1958; Backwell et al. 1998, 2006). A partir desses trabalhos observou-se que enquanto realizam seus acenos, os machos podem sincronizá-los com seus vizinhos. No entanto, aspectos como a influência da presença da fêmea e da densidade de machos sobre o comportamento de aceno e de sincronização de acenos entre os machos ainda são pouco compreendidos. O objetivo do presente estudo é investigar de que forma os fatores sociais “presença da fêmea” e “densidade de machos” influenciam o comportamento de aceno, em especial, a sincronização de acenos em uma espécie de caranguejos chama-maré, *Uca leptodactyla*. Esse estudo foi desenvolvido como projeto de mestrado e está formatado de acordo com a revista *Animal Behaviour*.

REFERÊNCIAS

- Allen, B. J. & Levinton, J. S.** 2007. Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. *Functional Ecology*, **21**, 154-161.
- Andersson, M.** Sexual Selection. 1994. Princeton: Princeton University Press.
- Berglund, A.** 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 385-399.
- Backwell, P. R. Y. & Passmore, N. I.** 1996. Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 407-416.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Passmore, N. I. & Christy, J. H.** 1998. Synchronized courtship in fiddler crabs. *Nature*, **391**, 31–32.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Christy, J. H. & Passmore, N. I.** 1999 Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, **105**, 415–421.
- Backwell, P. R. Y. & Jennions, M. D.** 2004. Coalition among male fiddler crabs. *Nature*, **430**, 417.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Wada, K., Murai, M. & Christy, J. H.** 2006. Synchronous waving in two species of fiddler crabs. *Acta Ethologica*, **9**, 22–25.
- Bezerra, L. E. A.** 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*. *Nauplius*, **20(2)**, 203-246.
- Crane, J.** 1975. Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus *Uca*). Princeton: Princeton University Press. 736 p.
- Christy, J. H.** 1978. Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: A hypothesis. *Science*, **199**, 453-455.
- Christy, J. H.** 1982. Burrow structure and the use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator*. *Animal Behaviour*, **30**, 687–694.
- Christy, J. H. & Salmon, M.** 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Reviews*, **59**, 483–509.
- Christy, J. H. & Salmon, M.** 1991. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler-crabs. *American Zoologist*, **31**, 229-237.
- Darwin, C.** 1871. *The descendent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.

- Emlen, S. T. & Oring, L. W.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Emlen, D. J.** 2008. The Evolution of Animal Weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 387-413.
- Gordon, H. R. S.** 1958. Synchronous claw-waving of fiddler-crabs. *Animal Behaviour* **134**, 238–241.
- How, M. J.** 2007. The fiddler crab claw-waving display: An analysis of the structure and function of a movement-based visual signal [tese de doutorado]. The Australian National University. Australia.
- Knell, R. J., Pomfret, J. C. & Tomkins, J. L.** 2004. The limits of elaboration: curved allometries reveal the constraints on mandible size in stag beetles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences*, **271**, 523 – 528.
- Lloyd, J. E. & Wing, S. R.** 1983. Nocturnal aerial predation of fireflies by light-seeking fireflies. *Science*, **222**, 634-635.
- Masunari, S.** 2006. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23**, 901-914.
- Perez, D. M., Rosenberg, M. S. & Pie, M. R.** 2012. The evolution of waving displays in fiddler crabs (*Uca* spp., Crustacea, Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **106**, 307-315.
- Pope, D. S.** 2000. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 432–437.
- Rosenberg, M. S.** 2002. Fiddler crab claw shape variation: A geometric morphometric analysis across the genus *Uca*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 147–162.
- Stearns, S. & Hoekstra, R. F.** 2000. Evolution: an introduction. Oxford: Oxford University Press.
- Tuttle, M. D. & Ryan, M. J.** 1981. Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the Neotropics. *Science*, **214**, 677-678.
- Zeil, J. & Hemmi, J. M.** 2006. The visual ecology of fiddler crabs. *Journal Of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural And Behavioral Physiology*, **192**, 1-25.

Zucker, N. 1978. Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-building tropical fiddler crabs (genus *Uca*). *The Biological Bulletin*, **155**, 410-424.

Sincronização de acenos em caranguejos chama-maré
(*Uca leptodactyla*, Crustacea: Ocypodidae)

SINCRONIZAÇÃO DE ACENOS EM CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ (*UCA LEPTODACTYLA*, CRUSTACEA: OCYPODIDAE)

Ana C. Rorato^{1,2}, Sabrina B. L. Araujo¹ & Marcio R. Pie^{1,2}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Brasil.

² Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Brasil.

RESUMO

Os caranguejos chama-maré (*Uca* spp., Crustacea: Ocypodidae) são conhecidos por apresentarem um extremo dimorfismo sexual e pelo marcante comportamento de exibição de sinais executado pelos machos. Esses sinais são chamados de acenos e são caracterizados pelo movimento do maior quelípode. O aceno é usado essencialmente em dois contextos: na defesa do território entre os machos e em exibições visuais de corte às fêmeas, sugerindo que a presença da fêmea e a densidade de machos sejam fatores sociais que influenciam o comportamento de aceno. Para três espécies de *Uca* existem evidências de que os machos podem sincronizar seus acenos com seus vizinhos. No entanto, pouco se sabe sobre os mecanismos que desencadeiam e estimulam esse comportamento de sincronia e como o contexto social influencia a execução dos acenos. O objetivo do presente estudo é investigar se o comportamento de sincronização de acenos também ocorre na espécie *Uca leptodactyla*, bem como, entender a influência da presença da fêmea e de diferentes densidades de machos sobre o comportamento de acenos. Para isso, um experimento foi realizado em uma região de baixio na baía de Guaratuba-PR, Brasil. Machos foram acondicionados em parcelas fixadas no baixio e durante a maré baixa tiveram as suas atividades filmadas. Os resultados obtidos confirmam a existência de um padrão sincrônico nos acenos dos machos de *U. leptodactyla*. Sendo assim, *U. leptodactyla* é a quarta espécie do gênero *Uca* em que a sincronização foi verificada. A sincronização de acenos foi observada tanto na presença quanto na ausência da fêmea. Contudo, os eventos de sincronização e

altas taxas de acenos foram mais frequentes quando a fêmea estava presente. A taxa de acenos foi positivamente relacionada ao tamanho do território, sugerindo que o comportamento de aceno pode estar associado à manutenção do território. No entanto, a sincronização e a taxa de execução de acenos não apresentaram variações ao longo das diferentes densidades. Esses resultados demonstram o papel do comportamento de aceno em *Uca* atuando como um sinal relacionado à manutenção do território e à atração das fêmeas, evidenciando a importância da transmissão desse sinal no contexto social e no sistema reprodutivo altamente competitivo em *Uca*.

Palavras-chave: sincronização; sinais; seleção sexual; ritual de corte; caranguejos chama-maré; *Uca leptodactyla*.

Padrões de sincronia temporal já foram observados em diversos contextos na natureza (Greenfield 1994a; Strogatz 2003; Sumpter 2010). Fenômenos biológicos como a ativação neural (Diesmann et al. 1999; Varela et al. 2001), a harmonia no ritmo das palmas em grandes públicos (Neda et al. 2000a,b) e a sincronização de pulsos de luz em vagalumes (Buck & Buck 1978; Buck 1988) têm sido observados como resultado da resposta precisa de partes constituintes sem a necessidade de um comando central (Strogatz 2003; Sumpter 2010). A sincronização de comportamentos observada nos animais é um tipo específico de comportamento coletivo e ocorre quando vários indivíduos ajustam a execução de uma mesma ação em relação aos outros indivíduos (Greenfield 1994a; Sumpter 2010; Strogatz 2003).

Grande parte dos estudos que investigaram a sincronização de comportamentos em animais está relacionada a espécies em que os machos executam comportamentos sincronizados de corte (Buck 1988; Backwell et al. 1998, 2006). Geralmente, nessas espécies os machos ajustam mutuamente o tempo de execução de seus sinais sexuais, gerando um padrão temporal sincrônico (Greenfield 1994b). A sincronização de sinais de corte foi verificada em grupos filogeneticamente distantes, e com a utilização de diferentes sinais de comunicação (Buck & Buck 1978; Greenfield 1994a; Backwell et al. 1998). Os casos mais conhecidos de sincronização em rituais de corte envolvem os sinais bioluminescentes exibidos por machos de vagalumes (Buck & Buck 1978; Buck 1988), os sinais sonoros efetuados por machos de anuros (Greenfield 1994a) e de gafanhotos (Greenfield & Roizen 1993) e os sinais visuais exibidos por machos de caranguejos chama-maré (Gordon 1958; Backwell et al. 1998, 2006).

O significado adaptativo da sincronização de exibições de corte ainda é desconhecido e várias hipóteses têm sido propostas para explicar a evolução dessa sincronia (ver Greenfield 1994b). Entre elas, a hipótese de cooperação e a hipóteses do efeito de precedência são as mais discutidas (Greenfield 1994a, 1994b). De acordo com a hipótese de cooperação, a atividade sincronizada pode manter a coesão social, permitindo que cada indivíduo se beneficie por estar em grupo (Sumpter 2003; Nityananda & Balakrishnan 2009). Os principais benefícios resultantes da coesão social são: 1) a sincronização coletiva pode ajudar na preservação de elementos que compõe o sinal e que são necessários para o

reconhecimento pela fêmea (Greenfield & Schul 2008); 2) um grupo de machos sinalizando em sincronia pode ser desproporcionalmente mais atrativo para as fêmeas do que um macho sinalizando sozinho, pois aumenta a intensidade do sinal (Buck & Buck 1978); 3) a diminuição do risco de predação (Tuttle & Ryan 1982; Viscido & Wetthey 2002), em um fenômeno análogo a hipótese do rebanho egoísta (*selfish herd*) (Hamilton 1971). Por outro lado, de acordo com a hipótese do efeito de precedência, os machos que executam os primeiros sinais em relação ao resto do grupo podem ser mais atrativos para as fêmeas (Greenfield & Roizen 1993). O efeito de precedência baseia-se no fato de as fêmeas serem mais sensíveis aos primeiros sinais executados dentro de uma série de sinais. Como consequência, o ritual de corte sincronizado observado nos machos de algumas espécies provavelmente seria um epifenômeno resultante da competição para dar o primeiro sinal (Greenfield & Roizen 1993; Greenfield et al. 1997; Backwell et al. 1998; Backwell et al. 1999; Backwell et al. 2006; Reaney et al. 2008).

Um exemplo particular da emergência de um comportamento coletivo sincronizado envolve as exhibições de corte em machos de caranguejos chama-maré (*Uca* spp., Crustacea: Ocypodidae). Enquanto executam seus sinais sexuais através da movimentação do maior quelípede (acenos), os machos de *Uca* frequentemente sincronizam essa sinalização com os machos vizinhos, tanto na presença quanto na ausência da fêmea (Gordon 1958; Pope 2005; Backwell et al. 2006). A sincronização de acenos de corte realizada em *Uca* é especial por dois motivos. Em primeiro lugar, eles são o único ritual de corte sincronizado até então conhecido com sinais visuais via luz refletida e com a movimentação de uma parte conspícua do corpo (Backwell et al. 1998). Em segundo lugar, os machos tendem a sincronizar seus acenos mais facilmente com os seus vizinhos mais próximos, formando agrupamentos de acenos (Gordon 1958). O aceno pode funcionar tanto para repelir machos rivais na defesa do território quanto para a atração de fêmeas receptivas, possuindo assim uma dupla função de sinalização para ambos os receptores (fêmeas e machos) (Crane 1975; Pope 2005). Dessa forma, o aumento na taxa de execução do aceno pode favorecer tanto a defesa do território quanto a atração de parceiras sexuais.

Fêmeas receptivas deixam suas tocas e saem errantes até copularem e se abrigarem na toca de um macho. A fêmea escolhe o macho e decide copular após visitar uma sequência de tocas de diferentes machos (Crane 1975; Backwell et al.

1998). Contudo, a fêmea visita apenas um macho de cada um dos grupos de cortejo que se formam (Backwell et al. 1998). Em relação à escolha da fêmea, alguns estudos já demonstraram a preferência delas por machos que executam as maiores taxas de acenos (Backwell et al. 2006). Para algumas espécies de chama-maré estudadas, altas intensidades de acenos foram mais frequentes na presença da fêmea, como em *U. pugilator* (Pope 2000), em *U. annulipes* (Backwell et al. 2006) e *U. beebei* e *U. terpsichores* (Rosenberg 2001). Similarmente, outros estudos indicaram que os machos visitados pelas fêmeas eram aqueles que efetuavam os primeiros acenos em relação aos machos não visitados, como em *U. annulipes* (Backwell et al. 1998) e *U. perplexa* (Backwell et al. 2006), sendo coerente com a hipótese do *efeito de precedência*. Contudo, alguns trabalhos demonstraram que os machos que deram os primeiros acenos também executaram as taxas mais altas de acenos dentro do grupo. Desse modo, ainda não está claro se a preferência das fêmeas é pela liderança nos acenos ou se elas são mais atraídas por altas taxas de execução de acenos (Pope 2005).

Até o momento, apenas para três espécies de caranguejos chama-maré foram confirmadas evidências de que os machos ajustam a temporização dos seus sinais em relação aos seus vizinhos, resultando na sincronização de acenos: *U. annulipes* (Gordon 1958; Backwell et al. 1998), *U. perplexa* e *U. saltitanta* (Backwell et al. 2006). Contudo, pouco se sabe sobre os mecanismos que desencadeiam e estimulam esse comportamento. O objetivo do presente estudo é investigar a influência de fatores sociais como a presença da fêmea e da densidade de machos sobre o comportamento de acenos, em especial investigar a ocorrência de sincronização de acenos nos machos da espécie *Uca leptodactyla*. Para isso, um experimento em campo foi realizado e as seguintes perguntas foram elaboradas: 1) Existe um padrão de sincronia nos acenos efetuados pelos machos de *U. leptodactyla*? 2) De que maneira a presença da fêmea influencia a taxa de acenos e o comportamento de sincronização de acenos nos machos de *U. leptodactyla*? 3) De que maneira a densidade de machos influencia a taxa de acenos e o comportamento de sincronização de acenos nos machos de *U. leptodactyla*? 4) O tamanho do território de um macho está relacionado à taxa de acenos que ele executa? Para responder essas perguntas, as seguintes hipóteses foram consideradas: 1) Machos de *U. leptodactyla* podem sincronizar seus acenos em relação aos acenos dos

outros machos; 2) (i) Os machos devem executar taxas de acenos mais altas na presença da fêmea; (ii) Os eventos de sincronização de acenos entre os machos são mais frequentes na presença da fêmea; (iii) A sincronização de acenos entre dois machos é mais intensa na presença da fêmea, ou seja, os acenos desses machos possuem menor variação de defasagem temporal entre si. 3) (i) Dado que em maiores densidades a competição por espaço é mais intensa, a execução de acenos deve ser intensificada com o aumento da densidade de machos; (ii) Dado que em maiores densidades de machos a competição pela fêmea é acentuada, a intensidade da sincronização de acenos entre os machos deve aumentar com o aumento da densidade. 4) Os machos que executam as maiores taxas de acenos são capazes de manter territórios maiores em comparação aos machos que acenam menos.

MÉTODOS

Área de estudo e espécie estudada

O presente estudo foi realizado em uma área de baixio localizada no bairro Baixio Mirim, na cidade de Guaratuba-PR, Brasil (48°36,442'O e 25°52,370'S). O Baixio Mirim está localizado a oeste da zona urbana de Guaratuba, sendo composto por um mosaico de áreas de marismas, substrato arenoso e substrato lodoso (Masunari 2006). A espécie estudada foi *Uca leptodactyla* (Rathbun 1898) (Fig.1). Essa espécie possui ampla distribuição que abrange o Atlântico Ocidental - Estados Unidos (Flórida), as Ilhas do Caribe, e vai desde a Venezuela até o sul do Brasil (Santa Catarina) (Bezerra 2012). Geralmente *U. leptodactyla* é encontrada em maior abundância em áreas que margeiam os rios e possuem um substrato arenoso (Melo 1996).



Figura 1. Macho de *Uca leptodactyla*. Foto: Ana Claudia Rorato

Experimento em Campo

A fase de campo ocorreu durante os meses de fevereiro e março de 2012. Um experimento em campo foi desenvolvido com a construção de 10 parcelas de madeira que mediam 30 *cm* de largura por 45 *cm* de comprimento, com paredes de aproximadamente 6 *cm* de altura. Após a construção, as parcelas foram fixadas no solo e todos os caranguejos em seu interior foram remanejados para fora. Machos de *U. leptodactyla* foram, então, capturados através da técnica de revolvimento das tocas abertas e receberam uma identificação individual na carapaça. Após a marcação os machos foram colocados para residir dentro das parcelas. A melhor forma que encontrada para diminuir o estresse da manipulação foi a inserção dos caranguejos em pequenos buracos feitos no substrato com um lápis e que simulavam as tocas. Cada caranguejo foi condicionado a entrar em um desses buracos, de forma aleatória, e após alguns instantes começavam a atividade de construção da toca. Para evitar a fuga dos indivíduos durante o período de aclimação (de dois a três dias) a parcela foi coberta com uma rede de malha fina. O número de machos introduzidos nas parcelas variou de dois até 30 machos com o objetivo de representar uma ampla variação de densidade. No entanto, muitos machos foram capazes de fugir das parcelas, e o número máximo observado na mesma parcela foi de 18 indivíduos. Nesse estudo foram consideradas 10 parcelas, representando diferentes densidades de machos ($D = 2, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 14$ e 18) a fim de, detectar a influência da densidade no comportamento de acenos dos machos. Vale ressaltar que as características do ambiente não foram modificadas,

dado que a presença da parcela não interferiu na entrada da água durante a enchente da maré e nem da luz do sol.

Após o período de aclimação dos machos nas parcelas deu-se início a etapa de filmagem das atividades durante a maré baixa. As filmagens foram realizadas com uma filmadora de alta definição (*full HD*) sustentada por um tripé e posicionada acima da parcela, de modo que todos os machos fossem filmados ao mesmo tempo (Fig. 2). Cada parcela foi filmada duas vezes, durante um período de aproximadamente 8 *min* cada. A primeira filmagem consistiu no tratamento controle, contendo apenas os machos residentes na parcela. Na segunda filmagem uma fêmea foi capturada aleatoriamente e inserida na parcela. Essa fêmea foi presa no centro da parcela por um fio fixado no substrato, de maneira que podia se deslocar em torno de um raio de aproximadamente 2 *cm*. Em geral, as fêmeas utilizadas nesse tratamento não apresentaram comportamento anormal, sendo que a maioria delas se alimentou durante o tempo em que ficou presa ou começou a escavar uma toca. A fêmea presente nessa segunda filmagem foi chamada de “fêmea alvo” e foi utilizada para investigar a influência da presença da fêmea no comportamento de aceno dos machos. Após as filmagens todas as fêmeas foram soltas novamente.



Figura 2. Filmagem das atividades dos machos de *U. leptodactyla* durante o período de maré baixa.

Compilação de dados dos vídeos

Digitalização dos pontos

O processamento dos filmes foi realizado através do programa VIDEOPOINT© (Vernier Software). Esse programa divide o filme imagem a imagem em uma velocidade relativamente baixa, permitindo a digitalização das informações do filme através da marcação de pontos. Cada ponto marcado durante a análise do filme gera dois tipos de dados: um par de coordenadas cartesianas (X e Y) e o instante do filme (t). Cada filme foi analisado separadamente e todos os machos presentes na parcela tiveram seus acenos pontuados. Apenas os quatro minutos centrais de cada filme foram considerados para a coleta de dados, e uma precisão de 20 quadros por segundo (0,05 s) foi utilizada. A digitalização do comportamento de aceno consistiu na marcação de um ponto sobre a carapaça do macho no instante em que o maior

quelípode estava no seu ponto mais alto durante o movimento de aceno. E a partir dos pontos marcados foram obtidos os seguintes dados para todos os machos de cada parcela: sequência temporal dos instantes de execução dos acenos (tempo); intervalo entre a execução de um aceno e a execução do aceno seguinte (IEA); o par de coordenadas cartesianas (ponto XY) do macho em cada aceno efetuado; e a densidade de machos. Foram analisadas 10 parcelas no total, sendo dois filmes para cada uma, o filme controle e o filme com a fêmea alvo. A partir desses dados a parte de análises estatísticas foi realizada usando o software estatístico R (R Core Team 2012).

Análises

Sincronização de acenos

A análise de sincronia foi realizada a partir da comparação das sequências temporais dos machos par a par, considerando todas as combinações de pares possíveis entre os machos de cada parcela. A medida de sincronia entre os acenos foi estimada pelo cálculo do ângulo de fase, $\alpha_n^{AB} = [(t_m^B - t_n^A) / (t_{n+1}^A - t_n^A)] \times 2\pi$, sendo t_n^A o instante do aceno n do macho A, t_m^B o instante do aceno m do macho B. Considerando dois machos A e B e suas sequências temporais de acenos, α_n^{AB} foi calculado para cada aceno de B que ocorreu concomitante a um aceno de A ou entre dois acenos de A ($t_n^A \leq t_m^B < t_{n+1}^A$) (Fig. 3). Esse cálculo foi realizado tanto do macho A em relação ao macho B quanto de B em relação ao A (α_n^{BA}). Portanto, α_n^{AB} é um valor, medido em radianos, de defasagem do aceno do macho B em relação ao aceno do macho A. Quanto mais próximo o valor de α_n^{AB} estiver de 0 rad ou de 2π rad os acenos de A e B estão em fase, mas caso o valor de α_n^{AB} se aproxime de π rad então os acenos foram produzidos alternadamente. Se os valores de α_n^{AB} se mantêm ao longo do tempo, os indivíduos acenam no mesmo ritmo e portanto estão sincronizados (Pikovsky et al. 2001).

Utilizando a estatística circular no software R (pacote CIRCULAR), para cada par de sequências temporais foi gerada uma lista com todos os valores de α_n^{AB} , na qual foi aplicado o teste de uniformidade de Rayleigh (Zar 1996). Se os valores de α_n^{AB} se distribuem uniformemente, como seria esperado ao acaso, não existe um padrão temporal na execução dos acenos de um macho em relação ao outro. Contudo, se a distribuição não é uniforme e os valores de α_n^{AB} concentram-se próximos a um determinado valor de defasagem, então existe uma tendência do macho B em manter certo padrão temporal na execução de seus acenos em relação aos acenos do macho A, culminando em um padrão sincrônico. Dessa forma, foram considerados em sincronia os pares de machos em que o teste de uniformidade de Rayleigh foi significativo ($P < 0.05$).

Para cada lista com os valores de α_n^{AB} gerada para cada par de machos foram calculados os valores de defasagem média ($\alpha_{\text{médio}}^{AB}$), e o valor de ρ , sendo $\rho = (1 - \text{var})$ e var = variância dos valores de α_n^{AB} , usando a estatística circular. Quanto menor a variância entre os valores de α_n^{AB} maior é a intensidade da sincronia, pois a defasagem temporal entre os acenos do macho B em relação aos acenos de A se mantém próxima a um valor constante. Nesse estudo o valor de ρ foi considerado como medida da intensidade de sincronia entre os machos, e foi utilizado em uma análise de modelo linear generalizado (GLM) como variável dependente, enquanto a presença da fêmea e a densidade de machos como as variáveis independentes. Nessa análise foram utilizados os valores de ρ para todos os pares de machos, considerando tanto os pares em que o teste de uniformidade de Rayleigh foi significativo ou não, a fim de, estimar a precisão do ajuste de ritmo dos machos nessa espécie nos diferentes contextos investigados. Para atender as premissas do teste os valores de ρ foram transformados em log.

A porcentagem de ocorrência de pares de machos em sincronia (pares de machos que apresentaram uma defasagem temporal constante entre seus acenos) foi estimada para cada parcela através da seguinte relação: (nº de pares de machos em sincronia) / (nº de combinações possíveis entre os machos) x 100. Um teste t foi

realizado para testar se a ocorrência de pares de machos em sincronia diferiu entre os tratamentos controle e com a fêmea alvo.

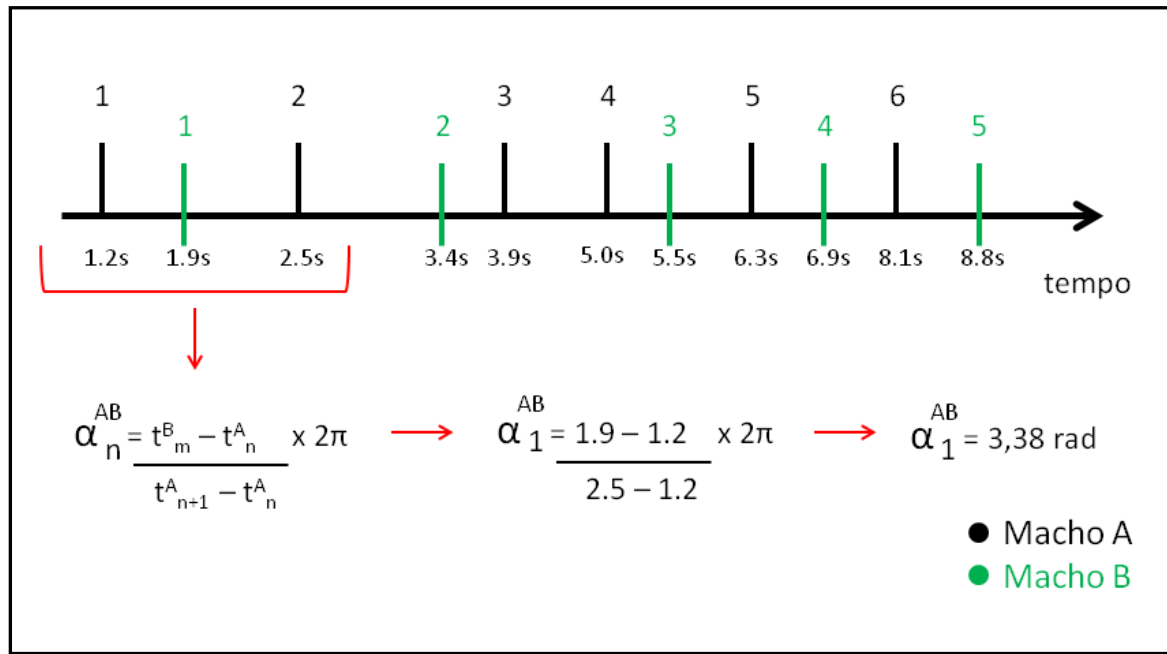


Figura 3. Esquema do cálculo do ângulo de fase (α_n^{AB}) entre as seqüências temporais de acenos de dois machos A e B. As barras na vertical representam os instantes (s) de cada aceno executado pelos machos A e B.

Taxa de acenos

A taxa de execução de acenos para cada macho foi medida através da média dos intervalos entre os seus acenos ($IEA_{\text{médio}}$), de forma que os machos com menor $IEA_{\text{médio}}$ possuem uma taxa de acenos maior. Uma análise de modelo linear generalizado (GLM) foi realizada para testar se a taxa de acenos ($IEA_{\text{médio}}$) é influenciada pela presença da fêmea e pela densidade de machos. Para ajustar os dados de acordo com as premissas do teste, os valores de $IEA_{\text{médio}}$ foram transformados em log e a distribuição Gamma foi empregada.

Território de aceno

O território de aceno para cada macho foi estimado a partir das coordenadas cartesianas (pontos X e Y) geradas pelo programa VIDEOPOINT®. Com base nesses pontos a área e a conformação dos territórios dos machos foi calculada através do estimador de área de vida *Mínimo Polígono Convexo*, usando os pacotes GPCLIB e ADEHABITAT. Um teste de modelo linear generalizado (GLM) foi empregado para testar se a área do território dos machos é influenciada pela taxa de acenos e pela presença da fêmea. Para ajustar os dados de acordo com as premissas do teste as variáveis área do território e IEA_{médio} foram transformadas em log.

RESULTADOS

Sincronização de acenos

Dentre os 20 filmes analisados (10 controles e 10 com a fêmea alvo) em 16 filmes a ocorrência de sincronização de acenos entre pares de machos foi observada (Tabela 1). Apenas em quatro filmes controle não ocorreu sincronia para nenhum par de machos, evidenciando que a sincronização de acenos ocorre tanto na presença quanto na ausência da fêmea em *U. leptodactyla*. No entanto, como esperado, a ocorrência de pares de machos em sincronia foi maior nos filmes onde a fêmea estava presente ($t = 2.15$, GL = 18, $P = 0.04$). Nos filmes controle a sincronização média entre os machos foi de 3.7 ± 5.1 % (MÉDIA \pm DP) e nos filmes com a fêmea alvo foi de 29.7 ± 37.8 % (MÉDIA \pm DP). A presença da fêmea também apresentou influência sobre a intensidade de sincronização dos acenos entre os machos ($t_{573} = 3.85$, $P < 0.001$; Tabela 3). Contudo, ao contrário do esperado, a intensidade de sincronização entre os machos nos filmes controle foi maior do que entre os machos dos filmes com a fêmea alvo (Fig. 4; Tabela 2). As diferentes densidades de machos, entretanto, não afetaram a intensidade da sincronização dos acenos ($t_{573} = 1.73$, $P = 0.08$; Fig. 5; Tabela 3).

Tabela 1. Número de pares de machos em sincronia na ausência e na presença da fêmea em *U. leptodactyla*.

Parcela	Ausência da fêmea	Presença da fêmea
9 B	0	1
7 A	1	6
7 B	0	2
14 A	2	3
20 A	1	4
32 B	0	5
35 A	0	2
27 B	5	1
7 All	3	10
7 BII	2	5

Tabela 2. Comparação da intensidade de sincronia (ρ), do intervalo médio entre os acenos ($IEA_{\text{médio}}$) e a área do território na ausência e na presença da fêmea em *U. leptodactyla*.

	Ausência da fêmea	Presença da fêmea
P	0.19 \pm 0.18 (248 pares)	0.14 \pm 0.13 (328 pares)
$IEA_{\text{médio}}$	10.30 \pm 10.17 s (67 machos)	6.26 \pm 8.33 s (73 machos)
Área do território	76.4 \pm 85 cm ² (63 machos)	87.8 \pm 76 cm ² (66 machos)
Média \pm Desvio padrão (N)		

Tabela 3. Modelo linear generalizado da influência da presença da fêmea e da densidade de machos na intensidade de sincronização (ρ) dos acenos em *U. leptodactyla*.

	Estimativa	Erro Padrão	<i>T</i>	<i>P</i>
Fêmea	0.12	0.031	- 3.85	< 0.001
Densidade	0.01	0.003	- 1.73	0.08

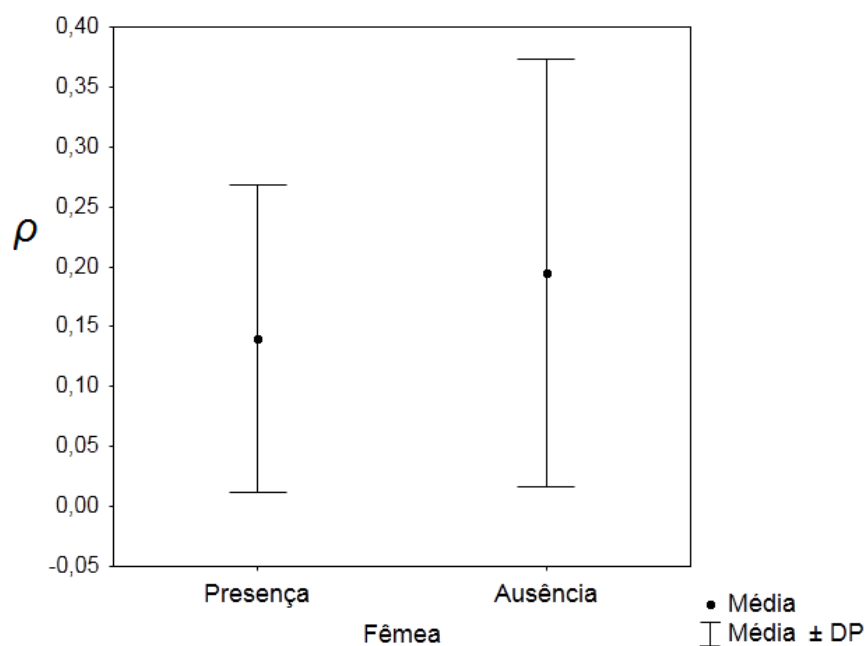


Figura 4. Intensidade de sincronização de acenos entre os machos na presença e na ausência da fêmea ($t_{573} = 3.85$, $P < 0.001$).

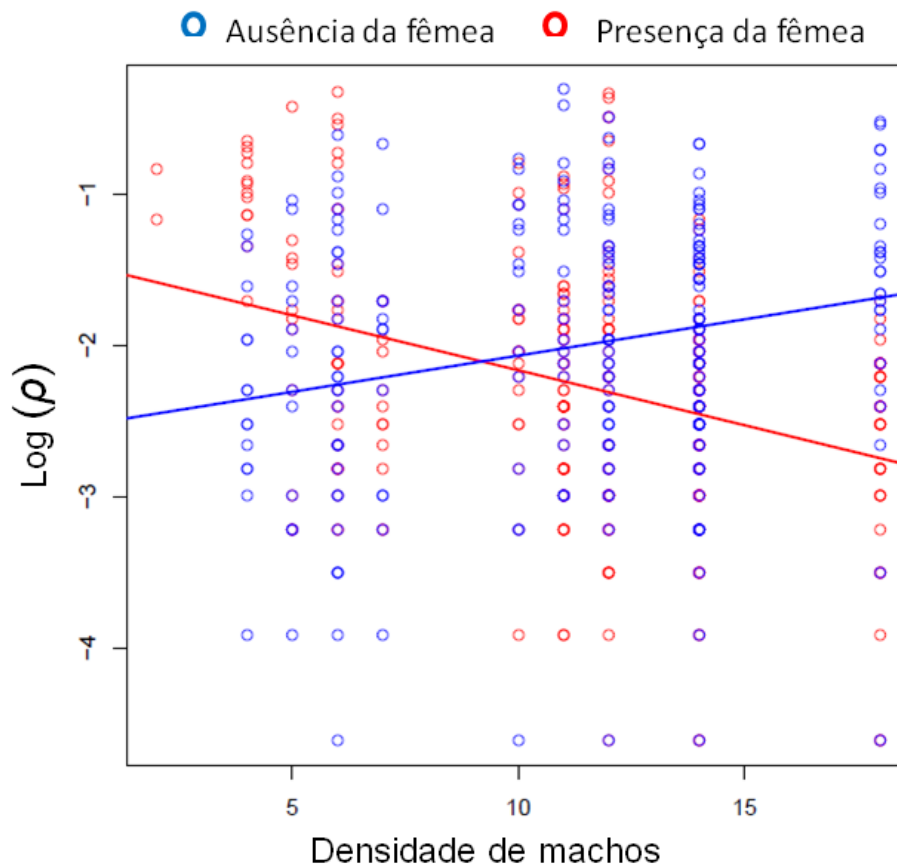


Figura 5. Intensidade de sincronização de acenos entre os machos de *U. leptodactyla* ao longo das diferentes densidades de machos ($t_{573} = 1.73$, $P = 0.08$).

Taxa de acenos

Houve grande variação no número de acenos executados pelos machos durante o intervalo considerado, com machos que não exibiram comportamento de aceno e machos que efetuaram até 110 acenos. Ainda assim houve aumento nas taxas de acenos executadas pelos machos na presença da fêmea ($t_{137} = 3.80$, $P = 0.0002$; Fig. 6; Tabela 2; Tabela 4). Contudo, ao contrário do esperado, não houve diferença nas taxas de acenos executadas ao longo das diferentes densidades de machos ($t_{137} = 1.57$, $P = 0.12$; Fig. 7; Tabela 4).

Tabela 4. Modelo linear generalizado da influência da presença da fêmea e da densidade de machos no intervalo médio entre os acenos ($IEA_{\text{médio}}$) dos machos de *U. leptodactyla*.

	Estimativa	Erro Padrão	<i>T</i>	<i>P</i>
Fêmea	0.18	0.046	3.80	0.0002
Densidade	0.01	0.005	- 1.57	0.12

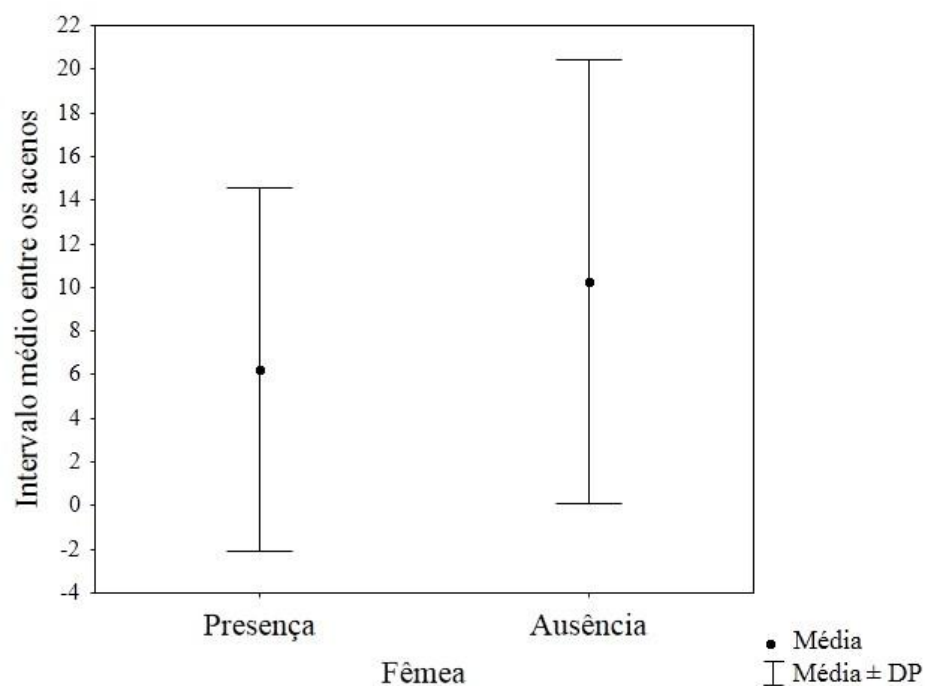


Figura 6. Intervalo médio entre os acenos dos machos de *U. leptodactyla* na presença e na ausência da fêmea ($t_{137} = 3.80$, $P = 0.0002$).

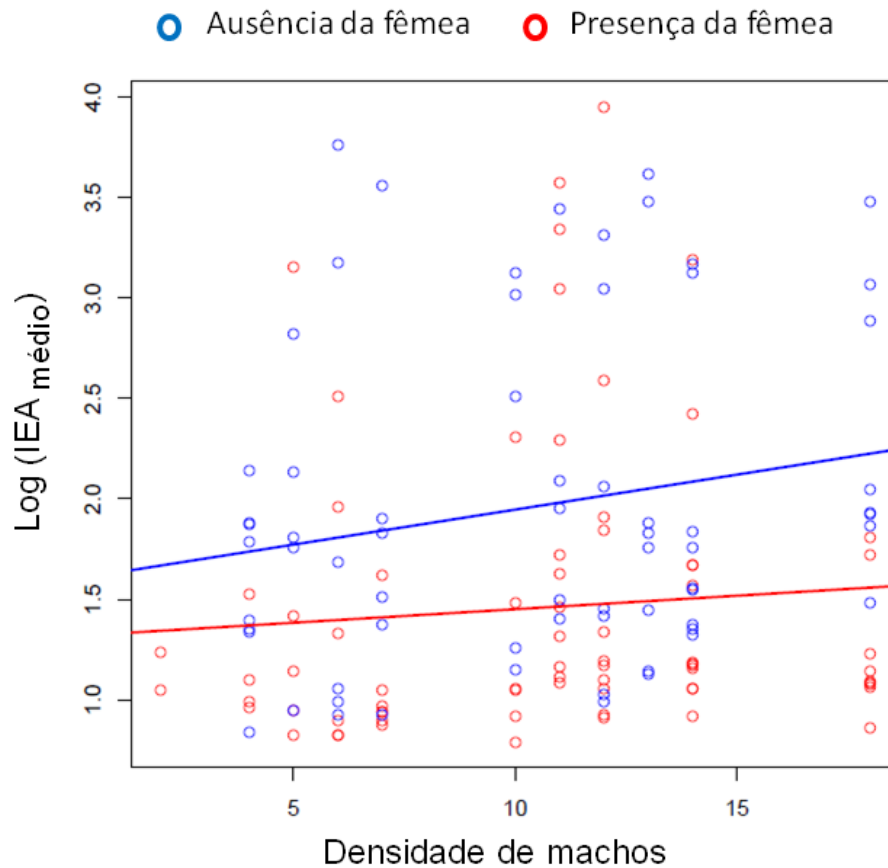


Figura 7. Intervalo médio entre os acenos dos machos de *U. leptodactyla* ao longo das diferentes densidades ($t_{137} = 1.57$, $P = 0.12$).

Território de aceno

O tamanho do território de aceno dos machos de *U. leptodactyla* esteve associado à taxa de execução de acenos ($t_{126} = 7.95$, $P < 0.001$; Tabela 5). Os machos com menor IEA_{médio} apresentaram área de território maior (Fig. 8) No entanto, em relação à presença da fêmea a área do território de aceno não apresentou variação ($t_{126} = 1.06$, $P = 0.29$; Tabela 2; Tabela 5). Em geral, a resposta dos machos de *U. leptodactyla* à introdução da fêmea na parcela foi um aumento da execução de acenos e a formação de agrupamentos de machos acenando em torno dela. No entanto, nem todos os machos residentes fizeram parte desse agrupamento. Como a fêmea estava presa no centro da parcela os machos se deslocavam em sua direção, gerando uma modificação na distribuição espacial e na conformação de seus territórios entre os dois tratamentos com e sem a fêmea (Fig.9). Em geral, nos filmes com a fêmea alvo a maioria dos territórios ficou

disposta no centro da parcela em torno do ponto onde a fêmea estava alocada. Quanto à conformação dos territórios, houve um aparente alongamento dessas áreas quando a fêmea estava presente, indicando um deslocamento dos machos entre a toca e a fêmea (Fig. 9).

Tabela 5. Modelo linear generalizado da influência da presença da fêmea e do intervalo médio entre os acenos ($IEA_{\text{médio}}$) na área do território de aceno dos machos em *U. leptodactyla*.

	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>P</i>
Fêmea	0.08	0.076	-1.06	0.29
$IEA_{\text{médio}}$	0.86	0.108	- 7.95	< 0.001

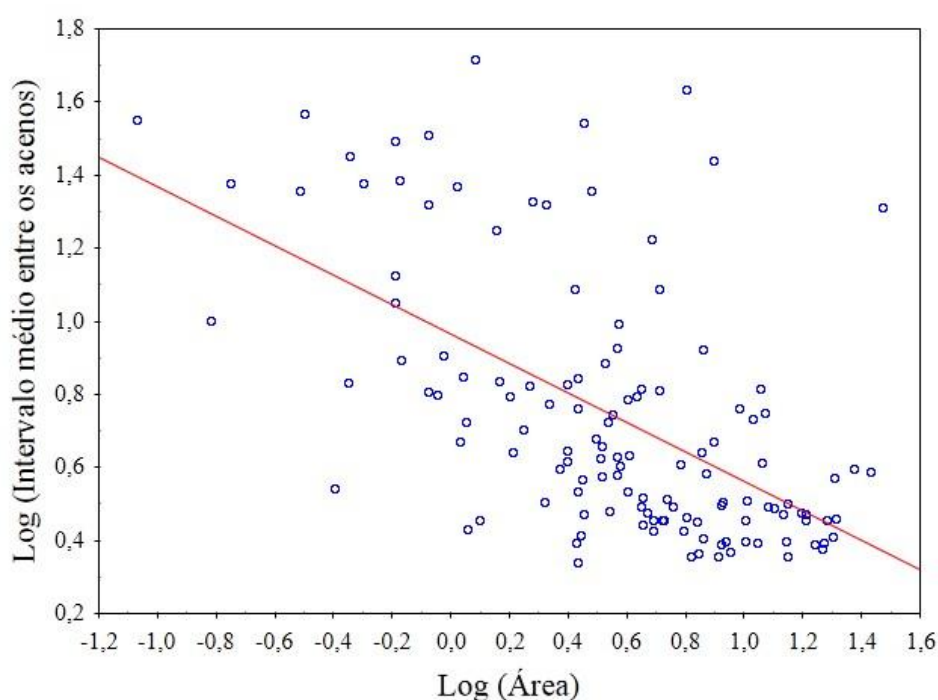


Figura 8. Relação entre a área do território de aceno e o intervalo médio entre os acenos dos machos de *U. leptodactyla* ($t_{126} = 7.95$, $P < 0.001$).

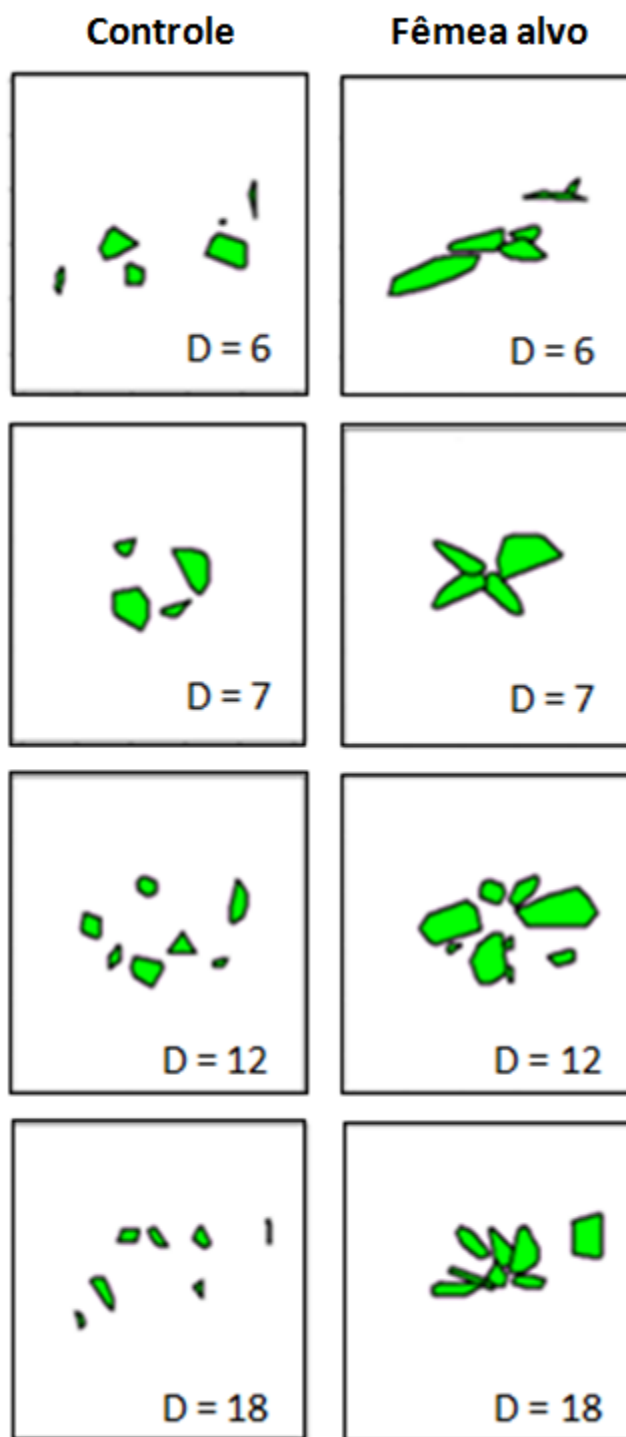


Figura 9. Comparação entre os territórios de aceno dos machos de *U. leptodactyla* na ausência (controle) e na presença da fêmea (fêmea alvo). Aqui estão representadas quatro das 10 parcelas analisadas. Todas as parcelas possuíam 30 cm de largura por 45 cm de comprimento. Os valores de densidade de machos (D) para cada parcela estão indicados no gráfico.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo confirmam a existência de um padrão de ajuste de ritmos (Pikovsky et al. 2001), sincronia, nos acenos efetuados pelos machos de *U. leptodactyla*. Sendo assim, *U. leptodactyla* é a quarta espécie do gênero *Uca* em que o comportamento de sincronização de acenos foi confirmado (Gordon 1958; Backwell et al. 1998, 2006). A sincronização de acenos entre os machos nessa espécie foi observada tanto na presença quanto na ausência da fêmea, indicando que a sincronia não ocorre exclusivamente na presença da fêmea. Contudo, os pares de machos em sincronia foram mais frequentes quando a fêmea estava presente, evidenciando a influência do sexo feminino em estimular o comportamento de sincronização.

A intensidade de sincronização dos acenos em *U. leptodactyla* apresentou diferenças em relação à presença da fêmea. Ao contrário do esperado, embora a ocorrência de pares de machos sincronizados tenha sido menor na ausência da fêmea, a intensidade de sincronização entre os machos foi maior quando ela não estava presente. Esse resultado é similar ao encontrado por Backwell e colaboradores (2006) para a espécie *U. perplexa*. Segundo os autores, a menor intensidade de sincronização na presença de fêmeas pode ser explicada pela influência da fêmea em estimular a intensificação das taxas de acenos. Durante o cortejo da fêmea, os machos de *U. perplexa* elevam suas taxas de acenos, de forma que as diferenças potenciais de sinalização entre os machos são postas a julgamento. No entanto, alguns machos não são capazes de acenar em taxas tão elevadas e a sincronização de acenos acaba sendo menos precisa entre os machos (Pope 2005; Backwell et al. 2006). Desse modo, *U. leptodactyla* apresentou um comportamento semelhante ao de *U. perplexa*, em que há um aumento na taxa de acenos na presença da fêmea, porém com uma redução na intensidade de sincronização. Para outra espécie, *U. saltitanta*, a maior intensidade de sincronia ocorreu quando a fêmea estava presente, porém, segundo os autores, isso foi possível porque os machos reduziram as suas taxas de acenos na presença da fêmea (Backwell et al. 2006).

Em relação à execução do comportamento de aceno, *U. leptodactyla* apresentou um aumento nas taxas de acenos executadas pelos machos na presença da fêmea. Esse resultado demonstra que em *U. leptodactyla* o sexo feminino atua estimulando o comportamento de aceno dos machos e gerando uma intensificação na execução desse sinal, gerando indícios que sustentam a ideia de que altas taxas de acenos são usadas pelas fêmeas para a escolha do parceiro. A taxa de execução do sinal é comumente usada como indicador da qualidade do macho. Por exemplo, a duração da chamada pode refletir a reserva energética de um macho e então indicar sua habilidade em adquirir alimento (Anderson 1994, Emlen 2008). Nos caranguejos chama-maré a taxa de acenos é positivamente correlacionada com ambos tamanhos da carapaça e tamanho relativo do maior quelípode, sendo também relacionada diretamente ao índice de condição corporal do macho (Jenninons & Backwell 1998). Se a intensidade de execução de um sinal não pode ser falseada por machos de condição inferior, então as fêmeas podem usá-la como uma pista para identificar machos de maior qualidade, gerando, portanto, pressão de seleção sexual sobre esse atributo (Berglund 1996).

Ao contrário do esperado, a densidade de machos não apresentou influência substancial no comportamento de acenos, tanto com relação à taxa de execução quanto à intensidade de sincronização. A intensificação da execução do sinal dos machos pode ocorrer exclusivamente na presença da fêmea como parte do ritual de corte (Crane 1975; Pope 2005). Nessa situação, o aumento do número de vizinhos não parece intensificar o comportamento de aceno. Do mesmo modo, o aumento do número de potenciais competidores não parece favorecer a ocorrência de sincronização de acenos.

Quanto ao território de aceno os resultados indicaram uma relação positiva entre a taxa de execução de acenos e a área do território dos machos, sugerindo que existe uma ligação entre o comportamento de aceno e a manutenção do território. A capacidade de execução de altas taxas de sinais é dependente da condição do indivíduo, em que machos em melhores condições são capazes de suportar custos mais altos de exibição (Zahavi & Zahavi 1977). Considerando que o aumento nas taxas de execução de acenos pode favorecer a manutenção de um território maior, os machos que apresentam

taxas de acenos mais elevadas parecem mais uma vez possuir certa vantagem em relação aos machos que acenam em taxas mais baixas, como acontece em relação à atração às fêmeas (Backwell et al. 2006).

Em relação à distribuição espacial dos territórios observou-se uma tendência dos machos do agrupamento de corte em manter um deslocamento constante entre a sua toca e um ponto próximo à fêmea, indicando que mesmo em comportamento de corte os machos defendem a sua toca e o território circundante de possíveis intrusos, afastando os vizinhos que eventualmente ultrapassavam os limites desse território. Esse resultado sugere que os machos podem alternar o comportamento de corte com o comportamento de defesa do território. Isso explica o fato do alongamento observado na conformação dos territórios quando a fêmea estava presente.

O presente estudo teve como diferencial uma investigação ampla do comportamento social de *Uca*, indo além do ritual de corte em si. Ao contrário dos trabalhos já descritos, esse estudo não restringiu a investigação do comportamento de sincronização apenas a pequenos agrupamentos de machos que se formaram ao redor de uma fêmea receptiva, mas considerou todos os machos que residiam nas parcelas desempenhando as suas atividades durante o período de maré baixa. Esse estudo destaca-se também por outros dois motivos: é a primeira vez em que um experimento em campo manipula a presença da fêmea e diferentes densidades de machos nesse grupo, e por ser a primeira vez em que o território de aceno dos machos é caracterizado em diferentes contextos sociais e sua relação com o comportamento de aceno é estimada. Em ambos os contextos, defesa do território e atração às fêmeas, o aumento na intensidade de execução do sinal parece favorecer os machos que são capazes de arcar com esse investimento. Contudo, dentre vários fatores, a influência do sexo feminino agindo como uma pressão seletiva durante a evolução do comportamento de aceno parece ter sido imprescindível para a evolução de um comportamento tão elaborado como a sincronização de acenos.

REFERÊNCIAS

- Andersson, M.** Sexual Selection. 1994. Princeton: Princeton University Press.
- Araújo, S. B. L., Rorato, A. C., Perez, D. M. & Pie, M. R.** 2013. A spatially explicit model of synchronization in fiddler crab waving displays. *Plos One*, no prelo.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Passmore, N. I. & Christy, J. H.** 1998. Synchronized courtship in fiddler crabs. *Nature*, **391**, 31–32.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Christy, J. H. & Passmore, N. I.** 1999. Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, **105**, 415–421.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Wada, K., Murai, M. & Christy, J. H.** 2006 Synchronous waving in two species of fiddler crabs. *Acta Ethologica*, **9**, 22–25.
- Buck, J. & Buck, E.** 1978. Towards a functional interpretation of synchronous flashing by fireflies. *American Naturalist*, **112**, 471–492.
- Berglund, A.** 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 385–399.
- Bezerra, L. E. A.** 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*. *Nauplius*, **20(2)**, 203–246.
- Buck, J.** 1988. Synchronous rhythmic flashing of fireflies. II. *Quarterly Review of Biology*, **63**, 265–289.
- Crane, J.** 1975. Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus *Uca*). Princeton: Princeton University Press. 736 p.
- Diesmann, M., Gewaltig, M-O. & Aertsen, A.** 1999 Stable propagation of synchronous spiking in cortical neural networks. *Nature*, **402**, 529–533.
- Gordon, H. R. S.** 1958. Synchronous claw-waving of fiddler-crabs. *Animal Behaviour*, **134**, 238–241.
- Greenfield, M. D. & Roizen, I.** 1993. Katydid synchronous chorusing is an evolutionarily stable outcome of female choice. *Nature*, **364**, 618–620.
- Greenfield, M. D.** 1994a. Synchronous and alternating choruses in insects and anurans: common mechanisms and diverse functions. *American Zoologist*, **34**, 605–615.

- Greenfield, M. D.** 1994b Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 97–126.
- Greenfield, M. D., Tourtellot, M. K. & Snedden, W. A.** 1997. Precedence effects and the evolution of chorusing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **264**, 355–361.
- Greenfield, M. D. & Schul, J.** 2008. Mechanisms and evolution of synchronous chorusing: emergent properties and adaptive functions in *Neoconocephalus* katydids (Orthoptera: tettigoniidae). *Journal Comparative Psychology*, **122**, 289–297.
- Hamilton, W. D.** 1971 Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295–311.
- Masunari, S.** 2006. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23**, 901-914.
- Neda, Z., Ravasz, E., Vicsek, T., Brechet, Y. & Barabasi, A. L.** 2000a. Physics of the rhythmic applause. *Physical Review E*, **61**, 6987–6992.
- Neda, Z., Ravasz, E., Brechet, Y., Vicsek, T. & Barabasi, A. L.** 2000b. The sound of many hands clapping. *Nature*, **403**, 849.
- Nityananda, V & Balakrishnan, R.** 2009. Modeling the role of competition and cooperation in the evolution of katydid acoustic synchrony. *Behavioral Ecology*, **20**, 484-489.
- Pope, D. S.** 2000. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 432–437.
- Pope, D. S.** 2005. Waving in a crowd: fiddler crabs signal in networks. In: McGregor PK, editor. Animal communication networks. Cambridge: Cambridge University Press. p. 252–276.
- Reaney, L. T., Sims, R. A., Sims, S. W. M., Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 2008. Experiments with robots explain synchronized courtship in fiddler crabs. *Current Biology*, **18**, R62-R63.
- Rosenberg, M. S.** 2002. Fiddler crab claw shape variation: A geometric morphometric analysis across the genus *Uca*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 147–162.
- Strogatz, S. H.** 2003. SYNC: The Emerging Science of Spontaneous Order. New York: Hyperion. 338 p.

- Sumpter, D. J. T.** 2010. *Collective Animal Behavior*. Princeton: Princeton University Press. 312 p.
- Tuttle, M. D. & Ryan, M.J.** 1982. The role of synchronized calling, ambient light and ambient noise in anti-bat-predator behavior of a treefrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**, 125–131.
- Varela, F., Lachaux, J. P., Rodriguez, E. & Martinerie, J.** 2001. The brainweb: phase synchronization and large scale integration. *Nature Review Neuroscience*, **2**, 229–239.
- Viscido, S. V. & Wethey, D. S.** 2002. Quantitative analysis of fiddler crab flock movement: evidence for ‘selfish herd’ behaviour. *Animal Behaviour*, **63**, 735–741.
- Melo, G. A. S.** 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. São Paulo, Plêiade/FAPESP, 604 p,
- Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 1998. Variation in courtship rate in the fiddler crab *Uca annulipes*: is it related to male attractiveness? *Behavioral Ecology*, **9**, 605–611.
- Pikovsky, A., Rosenblum, M & Kurths, J.** 2001. *Synchronization: A universal concept in nonlinear sciences*. Cambridge University Press, Cambridge, England, p. 405.
- R Core Team** .2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Zahavi, A & Zahavi, A.** 1997. *The handicap principle: a missing piece of Darwin’s puzzle*. New York, NY: Oxford University Press.
- Zar, J. H.** 1996. *Biostatistical analysis*, 3rd. edn. New Jersey, USA: Prentice Hall p. 718.